数理解析研究所講究録 1448 巻 2005 年 151-161

第2部 (Part II)

§1 序論

大阪府立大学大学院工学研究科　林　宣顕* (Nobuaki Hayashi)
Graduate School of Engineering, Osaka Prefecture University

Volterra の書いた、多種の生物間の相互作用に関する論文は、

①数学的な技術についての論法

②経験を通しての一般向けの記述

の２つに大別される。②の例としては、英語に翻訳されたごく初歩的なレビューである、"Variazioni e fluttuazioni del numero d'indivui in specie animali convienti" (1926) が挙げられる。

さて、第２部で紹介する１つ目の論文は、この１年後に書かれた、同じタイトルの"Variazioni e fluttuazioni del numero d'indivui in specie animali convienti" (1927) である。この論文では、それまでなされていなかった新しいアプローチをしている。この論文の概要は、

○初めに競争と捕食のある２種の生物モデルを考え、最終的に n 種の場合も考える。

○単一の有限な量の食料を取り合う２種のモデルでは、食料を効率よく利用する１種のみが生き残る。

○捕食モデル（ Lotka よりも詳細に扱っている）では、

●任意の振幅の振動を考え、１周期における値の平均は平衡値に等しいことを証明した。

●捕食者と被食者がともに、その個体数に比例して一定の割合で取り除かれるとすると、被食者はある値まで増加するが、捕食者は減っていく傾向にある。(これを"平均の摂動に関する原理"という)

である。さらに概要を詳しく見ていくと、以下のようになる。

第１章 (PART ONE) では、２種の生物間の相互作用がある、より一般的な２次のモデルを考えて、定数パラメータの符号によって 10 通りに場合分けして検証し、また、"平均の摂動に関する原理"の上界を示した。

第２章 (PART TWO) では任意の種類の生物モデルを扱い、

○単一の有限な量の食料を純粋に取り合う場合は、２種の場合と同様、食料を最も効率よく利用する１種のみが生き残る。

○純粋に捕食だけの場合 (Lotka 方程式の n 種への拡張) も、２種の場合と似た結果が得られるが、大きな違いは、

*E-mail address:woods@ms.osakafu-u.ac.jp

①偶数種の生物のときにのみ、安定な共存が起こる

②減衰しない振動は周期的ではない

の２つである。この現象は“vital coefficients”が定数ではなく関数の時に起こりやすい。このような系を保存系という。

○２次のモデルに限定すれば、競争と捕食の入ったモデルの方が、やや現実的であり、このようなモデルを散逸系モデルという。

○ｎ種の生物の共存の条件は、相互作用の係数を含む n, n − 1, …, 1 次の不等式の組によって決定されるため、生物の種類が増えると、さらに共存が起こりにくくなる。

○生物の種類が多いとき、その係数を変化させるような摂動は、系のバランスを崩して、何種類かが絶滅してしまう。

第３章（PART THREE）では、季節のサイクルと同じように“vital coefficients”に周期的な変化を入れた保存系を扱う。新たに生物を加えたときも考える。（３種の場合に関する詳細は、Appendix を参照）

第４章（PART FOUR）では、微分方程式モデルの不備について、つまり、

○時間遅れの影響などが説明できない。

○捕食者・被食者モデルにおいて、食べて、時間遅れのあった後に子供を生むという影響は、制限付き年齢分布のもとでの、２つの積分微分方程式系に変換する。

このとき、

●安定な周期振動がある。

●双方とも一定の割合で移動させると、捕食者が増え、被食者が減る。

という内容を述べる。また、初版では書かれていなかった時間反転については、1962 年の改訂版で Appendix に付け加えられた。

第２部で紹介する２つ目の論文は”Principes de biologie mathematique”（1937b）である。これは、Volterra による、保存系と散逸的系の研究であり、第１章は 1927 年の論文と同様なので、第２章にのみ着目する。

○ 1927 年の論文よりも相互作用のパラメータに強い制限をつけた保存系では、

●保存的な生態系での総生物量は、生物間の相互作用に影響される。

●生物ごとに重み付けして適当にスケーリングすると、相互作用が総生物量に影響しなくなる。

○３種以上の捕食者ー被食者モデルを改良し、被食者を２つに分類すると、

●２種とも捕食者に食べられる場合

●被食者の１種目は捕食者に食べられるが、被食者の２種目を食べる場合

となり、平均の摂動に関する原理の一般化になっている。

○論文の後半では、保存系の基礎となる数学的特性を扱っており、

●変分原理を用いると保存形が得られる。

●その挙動の法則は生物量の最小値（" vital action "）に対応している。

第2部で紹介する3つ目の論文は" The general equations of biological strife in the case of historical actions "（1939a）であり、これにはVolterraの寄与のまとめが書かれている。

第2部で紹介する4つ目の論文は、Lotka (1932) であり、2種類以上の有限な量の食料を、2種の生物が取り合う2次のモデルを扱っている。この論文は、連続的に新しくなる食料を利用するような、2つの線形関数を導入することにより、2種の共存が可能になった。この定性的な研究はGause (1934) によってなされ、Lotkaとともに、競争排除、生態学的変位、生物学的地位という概念に強く影響を与えていた。

第2部で紹介する5つ目の論文は、A. Kolmogoroff (1936) であり、微分方程式系

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = K_1(N_1, N_2)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = K_2(N_1, N_2)N_2 \end{cases}$$

を用いている。彼が詳しく述べていることは、定性的条件（傾きの符号、捕食者ー被食者の相互作用を表す極限値や臨界値など）であり、定性的な手法によってノード、フォーカスだけでなく、リミットサイクルも起こりうる事を示し、生態学の中で初めてリミットサイクルの存在を指摘した。

第2部で紹介する最後の論文は、Kostitzin（1936）である。この論文の中心テーマはリミットサイクルであり、これは、相互関係のある2種の、単純な3次モデルで簡単に起こりうることが示されている。

また、彼の論文" Biologie mathématique "（1937a）では、

○特定の状況での競争と捕食について

○被食者の臨界値は、他の種に食べられるかどうかで決まる

○氷河作用とほとんど似たような結果が得られる（1935,cf.,Part V）

○興味深い拡張

①2種の生物の有毒代謝物が環境に蓄積する場合

②2種の捕食者が、同じ被食者を取り合う場合

③発達段階や大きさ特有の捕食者・被食者間の相互作用

等について述べられている。

これまでに挙げた論文のスタイルを比較すると面白いことが分かる。それは、各人の研究スタイルであり、各人の持つ“科学観”でもあるだろう。Lotkaは経験主義者であり、主として定量的な予測を行う。一方、Volterraは演繹主義者であり、主として定性的な解釈を

与えようとする。このように特徴づけると、Kostintzin はこの中間ぐらい、Kolmogoroff は Volterra と同じ立場になるだろう。

Variations and Fluctuations in the numbers of Coexisting Animal Species

Vito Volterra

準備考察（Preliminary Considerations）

これから扱っていく、同じ生息地に棲む複数の生物の共存に関する研究では、通常、競争（同じ食料を取り合う）もしくは、捕食を扱うが、お互いに助け合うという場合もある。

数学的に研究しようとする際は、現実からかけ離れてしまうが、だいたいのイメージを仮定するところから出発する。なぜなら、こうすることで、少なくとも単純にはなり、観測結果と合っているかを解析的・定量的・定性的に調べられるので、仮定が正しいか間違っているかを検証でき、それを新たな結果の基礎にすることができるからである。

また、解析を容易にするために、

①現象を図式的に表現する

②調べようとする要素に分け、それぞれが単独で作用し、それ以外は無視できるとするという手法が便利である。

ここでは、内在的な要因のみが作用し、そのほかは無視できるという理想状態を考えることで、共存する種の内在的な現象だけを研究していくことにする。また、§8 では、これらの要因の重ね合わせや周期的な環境変化も考える。

まず始めに、第１章（PART ONE）では、特別な場合を考える。§１では、孤立した生息地で２種の生物が同じ餌で争っている場合、§２では、捕食者が捕食者に制限される以外は無限に増えていく２種の場合を扱っている。また、§４では、相互作用が有利か不利かによって、２種の共存が起こる全ての場合を扱っている。

§１、２では微分方程式が得られ、その積分も実行できるので、２種の個体数が増えるか減るかを見ることができる。特に§２では、計算により、２種の個体数が周期的に変動することがわかり、その周期も分かる。実際に、漁獲量のデータを見ると、自然界において実際にそのような変動が起こっているように思われる。

このような変動や周期は３つの原理によって規制されていることが知られている。その中の３つ目の原理は、両方の種を殺すような外力によって生み出される、２種の平均値に関する摂動も予測している。すなわち、被食者が増加し、捕食者が減少するというものである。

§５では、最適極限（optimal limit）について

●最大値よりも上界という特性がある

●それに近づくと、被食者の平均量（average quantity）が増え続ける

●いったんその値になると、捕食者は減り、被食者はある値に減りながら近づく

という性質があることを述べる。

§１では漸近的、§２では周期的な生態を扱う。後者ではさらに、安定条件を導くので、§４で扱う不安定な性質と比較することになる。

次に、第２章（PART TWO）では、多種の捕食者被食者モデルにおける生物の個体群を表す一般的な方程式を扱う。この場合には、変動が起こり、２種の場合と同様に、３つの原理が適用されることが示される。

また、個体群を保存的か散逸的で分け、fertility や voracity による、自由な変動の重ね合わせや、周期的な環境要因による、強制的な変動を学ぶ。

Appendix では、限られた生息地での、３種の共存について書かれており、

○１種目が２種目、２種目が３種目を食べ、３種目が生息地から栄養を摂取する

○１種の生物が寄生動物をもち、その寄生動物が別の寄生動物をもつ場合と同じ

○年齢分布や時間遅れの効果を考慮する（積分微分方程式を導く）

ということを考える。

確率的モデルの立場からのアプローチは今の目標にそぐわないので、問題にアプローチするには、

①現象をおおざっぱに表現する

②数学的に変換し、微分方程式を導く

③数学的解析

という手順で行う。こうすることで、正確な数学的原理を得ることができ、これが観察結果に矛盾しないことが分かる。

共存する生物の変動・振動は一般に小さくないが、もし小さい場合は、線形微分方程式や積分微分方程式（古典的振動理論）として扱うことが出来る。

以上の議論をふまえ、以下では「生物が連続的に増加する」と仮定して、扱いを単純にする。すなわち、

○生物量は、連続的に変化する正の実数ではかる

○繁殖は通常、異なった特定の季節に起こるが、出生は、連続的にいつでも起こると仮定し、出生数は常に個体数に比例すると仮定する。（死亡、個体数が減る場合も同様）

とする。また、各種の生物は等質であると考え、個体の年齢や大きさは無視する。

さて、1種の生物が孤立していて（他の生物から影響を受けない）、出生率 n、死亡率 m が変化しないならば、個体数 N は、微分方程式

$$\frac{dN}{dt} = nN - mN = (n-m)N$$

に従う。ここで、$\epsilon = n - m$（これを成長率という）とおくと、

$$\frac{dN}{dt} = \epsilon N, \qquad N = N_0 e^{\epsilon t}$$

となる。よって、

- $\epsilon > 0$ なら個体数は増加、$\epsilon < 0$ なら減少する。
- ϵ が定数でなく、$\epsilon(t, N, X)$ なら上式の後者は成立しない。

ということが分かる。

第1章　Biological Association of Two Species

§1. 2種の生物が同じ食料を取り合う場合

同じ生息地に2種の生物がいて、その個体数を N_1, N_2 とする。さらに、両者とも同じ物を食べ、常に食べたいと思う分だけ食料があると仮定し、このときの成長率をそれぞれ ϵ_1, ϵ_2 とする。このとき、N_1, N_2 は

$$\frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = \epsilon_2 N_2 \quad (\epsilon_1 > 0,\ \epsilon_2 > 0)$$

に従う。しかし実際には、個体数が増加するにつれて食料が減るので、成長率は食料に影響されて減る。ただし、影響の受け方は違うので、成長率はそれぞれ

$$\epsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1 + h_2 N_2), \quad \epsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1 + h_2 N_2) \tag{1}$$

となり、よって、N_1, N_2 は

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \{\epsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1 + h_2 N_2)\} N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \{\epsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1 + h_2 N_2)\} N_2 \end{cases} \tag{2}$$

に従う。ただし、$\epsilon_1, \epsilon_2, n_1, h_2, \gamma_1, \gamma_2$ は全て正の定数である。よって、

$$\begin{cases} \frac{d \ln N_1}{dt} = \epsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1 + h_2 N_2) \\ \frac{d \ln N_2}{dt} = \epsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1 + h_2 N_2) \end{cases} \tag{3}$$

となり、

$$\gamma_2 \frac{d \ln N_1}{dt} - \gamma_1 \frac{d \ln N_2}{dt} = \epsilon_1 \gamma_2 - \epsilon_2 \gamma_1 \tag{4}$$

さらに、

$$\frac{d\ln\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}}}{dt}=\epsilon_1\gamma_2-\epsilon_2\gamma_1 \tag{5}$$

と変形できる。両辺を積分すると、C を定数として、

$$\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}}=Ce^{(\epsilon_1\gamma_2-\epsilon_2\gamma_1)t} \tag{6}$$

となる。

まず、$\epsilon_1\gamma_2-\epsilon_2\gamma_1=0$ の場合を考える。この式を変形すると、

$$\frac{\epsilon_1}{\gamma_1}=\frac{\epsilon_2}{\gamma_2}=K$$

$$\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}}=Ce^{(\epsilon_1\gamma_2-\epsilon_2\gamma_1)t}=C$$

となるので、

$$N_2=\frac{1}{C^{\frac{1}{\gamma_1}}}N_1^{\frac{\gamma_2}{\gamma_1}} \tag{7}$$

が得られる。(2) を用いると、

$$\frac{dN_1}{N_1\left\{\epsilon_1-\gamma_1\left(h_1N_1+\frac{h_2}{C^{\frac{1}{\gamma_1}}}N_1^{\frac{\gamma_2}{\gamma_1}}\right)\right\}}=dt$$

となり、さらに、変数分離をすると、

$$t-t_0=\int_{N_1^0}^{N_1}\frac{dN_1}{N_1\left\{\epsilon_1-\gamma_1\left(h_1N_1+\frac{h_2}{C^{\frac{1}{\gamma_1}}}N_1^{\frac{\gamma_2}{\gamma_1}}\right)\right\}}$$

となる。ただし、$N_1^0=N_1(t_0)$ である。

さて、N_1^0,N_2^0 について、以下の 3 つに場合分けできる。まず

$$h_1N_1^0+h_2N_2^0<K$$

の場合、(2) より N_1,N_2 は増加し、また、(7) より、

$$\frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}}=\frac{N_1^{0\gamma_2}}{N_2^{0\gamma_1}}$$

が得られる。よって、漸近的に

$$h_1N_1+h_2N_2\to K \tag{8}$$

に近づくことが分かる。

2番目に

$$h_1N_1^0 + h_2N_2^0 > K$$

の場合、N_1, N_2 は減少し、(7) より、(8) を満たすことが分かる。

3番目に

$$h_1N_1^0 + h_2N_2^0 = K$$

の場合は、$N_1 = N_1^0$, $N_2 = N_2^0$（定数）である。

しかし、(7) を実際に満たすことはほとんどない。

次に、$\epsilon_1\gamma_2 - \epsilon_2\gamma_1 \neq 0$ の場合、

$$\epsilon_1\gamma_2 - \epsilon_2\gamma_1 > 0$$

としても一般性を失わない。このとき(6) より、

$$\lim_{t\to\infty} \frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} = \infty$$

となる。$N_1 \geq \frac{\epsilon_1}{\gamma_1 h_1}$ とすると、(2) より、$\frac{dN_1}{dt} < 0$ となり、N_1 はある値以上にはならない。よって、$N_2 \to 0\,(t \to \infty)$ となる。

N_2 が無視できるほど小さくなれば、(2) は

$$\frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 h_1 N_1)N_1$$

となり、変数分離をすると、

$$\frac{dN_1}{(\epsilon_1 - \gamma_1 h_1 N_1)N_1} = dt$$

となる。これを積分すると、C_0 を定数として

$$\frac{N_1}{\epsilon_1 - \gamma_1 h_1 N_1} = C_0 e^{\epsilon_1 t}$$

が得られる。従って、

$$N_1 = \frac{C_0\epsilon_1 e^{\epsilon_1 t}}{1 + \gamma_1 h_1 C_0 e^{\epsilon_1 t}} = \frac{C_0\epsilon_1}{e^{-\epsilon_1 t} + \gamma_1 h_1 C_0}$$

となるので、N_1 は $C_0 > 0$ なら増加しながら、$C_0 < 0$ なら減少しながら、$\frac{\epsilon_1}{\gamma_1 h_1}$ に近づくことが分かる。以上より、

$$\frac{\epsilon_1}{\gamma_1} > \frac{\epsilon_2}{\gamma_2}$$

ならば、

$$N_1 \to \frac{\epsilon_1}{\gamma_1 h_1}$$

であることが示された。

これまで出てきた方程式は一般に、積分できないので、

$$\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma$$

という特別な場合を考えてみる。このとき、

$$C^{-\frac{1}{\gamma}} = c$$

とすると、(6) より、

$$N_2 = cN_1 e^{(\epsilon_2 - \epsilon_1)t}$$

となり、よって、

$$N_2 e^{-\epsilon_2 t} = cN_1 e^{-\epsilon_1 t}$$

となる。ここで、$M_1 = N_1 e^{-\epsilon_1 t}, \quad M_2 = N_2 e^{-\epsilon_2 t}$ とおくと、

$$M_2 = cM_1$$

となる。また、(3) より、

$$\begin{aligned}
\frac{d \ln M_1}{dt} &= \frac{1}{M_1}\frac{dM_1}{dt} \\
&= \frac{1}{N_1 e^{-\epsilon t}}\left\{\frac{dN_1}{dt}e^{-\epsilon_1 t} + N_1(-\epsilon_1)e^{-\epsilon_1 t}\right\} \\
&= \frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} - \epsilon
\end{aligned}$$

が得られる。よって、(2) より、

$$\begin{aligned}
\frac{d \ln M_1}{dt} &= -\gamma(h_1 N_1 + h_2 N_2) \\
&= -\gamma(h_1 e^{\epsilon_1 t} M_1 + h_2 e^{\epsilon_2 t} M_2) \\
&= -\gamma M_1 (h_1 e^{\epsilon_1 t} + h_2 c e^{\epsilon_2 t})
\end{aligned}$$

となる。この両辺を積分すると、

$$\frac{1}{M_1} = \gamma\left(\frac{h_1}{\epsilon_1}e^{\epsilon_1 t} + \frac{h_2 c}{\epsilon_2}e^{\epsilon_2 t}\right) + C'$$

すなわち、

$$M_1 = \frac{1}{\gamma(\frac{h_1}{\epsilon_1}e^{\epsilon_1 t} + \frac{h_2 c}{\epsilon_2}e^{\epsilon_2 t}) + C'}$$

となる。ここで、$M_2 = cM_1$ を用いると、

$$M_2 = \frac{c}{\gamma(\frac{h_1}{\epsilon_1}e^{\epsilon_1 t} + \frac{h_2 c}{\epsilon_2}e^{\epsilon_2 t}) + C'}$$

従って、

$$\begin{cases} N_1 = \frac{e^{\epsilon_1 t}}{\gamma(\frac{h_1}{\epsilon_1}e^{\epsilon_1 t}+\frac{h_2 c}{\epsilon_2}e^{\epsilon_2 t})+C'} \\ N_2 = \frac{ce^{\epsilon_2 t}}{\gamma(\frac{h_1}{\epsilon_1}e^{\epsilon_1 t}+\frac{h_2 c}{\epsilon_2}e^{\epsilon_2 t})+C'} \end{cases}$$

が得られる。よって、もし $\epsilon_1 > \epsilon_2$ を満たすならば、

$$\lim_{t\to\infty} N_1 = \frac{\epsilon_1}{\gamma_1 h_1}, \quad \lim_{t\to\infty} N_2 = 0$$

となることが分かる。

これまでは、成長率 ϵ_1, ϵ_2 に与える影響として、個体数 N_1, N_2 が線形の項として現れてきたが、一般的に

$$\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2), \quad \epsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2)$$

としてみよう。ただし、$F(N_1, N_2)$ は連続な正の値を取る増加関数で、$N_1 = N_2 = 0$ のときにのみ $F(N_1, N_2) = 0$ となり、さらに、

$$\lim_{N_1\to\infty} F(N_1, N_2) = \lim_{N_2\to\infty} F(N_1, N_2) = \infty$$

とする。すると、(2) は

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \{\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2)\} N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = \{\epsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2)\} N_2 \end{cases}$$

となり、このときも(6) が成り立つ。よって、

$$\epsilon_1\gamma_2 - \epsilon_2\gamma_1 > 0 \Longrightarrow N_2 \to 0$$

となるので、1種目の漸近的な振る舞いは、

$$dt = \frac{dN_1}{\{\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0)\} N_1}$$

で表される。

ここで、$N_1^0 > 0$としておく。

もし、$\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1^0, 0) > 0$ならば、$\epsilon_1 - \gamma_1 F(\infty, 0) < 0$より、

$$\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1^*, 0) = 0$$

となる根N_1^* ($> N_1^0$)が少なくとも1つ存在する。そして、N_1はそのうちの1番小さな根に、増加しながら近づいていく。

もし$\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1^0, 0) < 0$ならば、$\epsilon_1 - \gamma_1 F(0, 0) > 0$より、

$$\epsilon_1 - \gamma_1 F(N_1^*, 0) = 0$$

となる根N_1^* ($< N_1^0$)が少なくとも1つ存在する。そして、N_1はそのうちの1番大きな根に、減少しながら近づいていく。